NATACHA ESTÉR ORTENY

Sucesso reprodutivo dos cetáceos de vida-livre:

uma revisão sobre os principais fatores que influenciam a taxa
reprodutiva de diferentes espécies

São Paulo

2018

NATACHA ESTÉR ORTENY

Sucesso reprodutivo dos cetáceos de vida-livre:

uma revisão sobre os principais fatores que influenciam a taxa
reprodutiva de diferentes espécies

Versão Original

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Reprodução Animal da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo para a obtenção do título de Mestre em Ciências

Departamento:

Reprodução Animal

Área de concentração:

Reprodução Animal

Coorientadora:

Dra. Ana Lúcia Cypriano de Souza

Orientador:

Prof. Dr. Claudio Alvarenga de Oliveira

São Paulo

2018

DADOS INTERNACIONAIS DE CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO

(Biblioteca Virginie Buff D'Ápice da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo)

T. 3697
FMVZ

Orteney, Natacha Estér

Sucesso reprodutivo dos cetáceos de vida-livre: uma revisão sobre os principais fatores que influenciam a taxa reprodutiva de diferentes espécies / Natacha Estér Orteney. – 2018.

37 p. : il.

Mestrado (Dissertação) – Universidade de São Paulo. Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia. Departamento de Reprodução Animal, São Paulo, 2018.

Programa de Pós-Graduação: Reprodução Animal.

Área de concentração: Reprodução Animal.

Orientador: Prof. Dr. Claudio Alvarenga de Oliveira.

Coorientadora: Dra. Ana Lúcia Cypriano de Souza.

1. Cetáceos. 2. Taxa reprodutiva. 3. Sucesso reprodutivo. I. Título.

FOLHA DE AVALIAÇÃO

Autor: ORTENY, Natacha Estér

Título: **Sucesso reprodutivo dos cetáceos de vida-livre:** uma revisão sobre os principais fatores que influenciam a taxa reprodutiva de diferentes espécies

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Reprodução Animal da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo para a obtenção do título de Mestre em Ciências

Data: ____/____/____

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Julgamento: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Julgamento: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Julgamento: _____

Per il mio nonno, Leo Radin, *in memoriam*.

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais pelos incentivos e pelas condições que me foram dadas para estudar o que eu gosto.

Agradeço ao meu namorado, Ricardo Dedecca, pelo apoio emocional e motivacional constante, por cuidar de mim e por não deixar que eu desista dos meus objetivos.

Agradeço ao meu orientador, Prof. Dr. Claudio Alvarenga de Oliveira, que há 5 anos, quando eu ainda estava na graduação, me apresentou o universo da pesquisa e desde então tem possibilitado que eu explore o mundo da reprodução dos cetáceos, orientando as minhas decisões e incentivando as minhas ideias.

Agradeço à minha coorientadora, Dra. Ana Lúcia Cypriano de Souza, por aceitar o desafio de me coorientar a longa distância e fazer o possível e o impossível para me ensinar e me acompanhar em cada fase do desenvolvimento do projeto de pesquisa. MUITÍSSIMO obrigada, Ana, pelos textos revisados, pelas recomendações, pelos sábios conselhos, pelos momentos que compartilhamos e pelas dificuldades científicas/tecnológicas que enfrentamos juntas...

Agradeço à CAPES pela bolsa de estudo.

Agradeço aos diversos profissionais que tive o prazer de conhecer e que me ajudaram a enfrentar as adversidades encontradas no decorrer do desenvolvimento do projeto de pesquisa. Entre estes profissionais, gostaria de agradecer ao Milton Marcondes, do Instituto Baleia Jubarte, ao Prof. Dr. Sandro Bonatto e à técnica de laboratório Vanessa Engers, ambos da PUC-RS, à Prof. Dra. Cristina Miyaki, do IB-USP, ao Prof. Dr. Ricardo Pereira, do VRA, aos professores doutores Igor Medeiros, Gustavo Gregoracci e Fernando Mendonça, da UNIFESP-BS... Muito obrigada por me receberem e acolherem em seus respectivos institutos de pesquisa e laboratórios, e também por contribuírem com novas ideias e informações.

Agradeço à secretária do VRA Harumi, por toda ajuda nesses dois anos e meio.

Agradeço também ao meu psiquiatra, Dr. Rodrigo Garcia, e ao meu treinador de Krav Maga, Lucas Neves, por me ajudarem a manter a calma e o foco necessários para enfrentar as adversidades encontradas e para escrever a presente dissertação.

E por fim, mas não menos importante, agradeço aos amigos Aninha Fadel, Marília Fernandez, Jhonatas Monteiro, Gustavo Menezes e Gustavo Shintate pelas conversas, conselhos e desabafos que muitas vezes resultaram em novas ideias e planos mirabolantes.

*“Continue a nadar! Continue a nadar! Continue a nadar, nadar, nadar! Para
achar a solução, nadar, nadar!”*
(Dory; Procurando Nemo, 2003)

RESUMO

ORTENEY, N. E.. **Sucesso reprodutivo dos cetáceos de vida-livre:** uma revisão sobre os principais fatores que influenciam a taxa reprodutiva de diferentes espécies. [Reproductive success in free-ranging cetaceans: a review about the main factors influencing the reproductive rate of different species]. 2018. 37 p. Dissertação (Mestrado em Ciências) – Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2018.

A caça comercial de grandes baleias, os emalhes de pequenos odontocetos e a poluição são alguns dos fatores que contribuíram para a redução de muitas populações de cetáceos. No entanto, enquanto algumas populações de mysticetos se recuperaram mais rapidamente do que outras, os odontocetos foram menos resilientes. Os motivos que levaram algumas populações de mysticetos a se recuperarem mais rápido, enquanto outras ainda se recuperam, não são muito bem compreendidos, da mesma forma ainda não se compreende o motivo pelo qual os odontocetos se recuperam mais lentamente. Nesse sentido, o estudo do sucesso reprodutivo pode auxiliar a elucidar os principais fatores que interferem na recuperação dessas espécies. O objetivo da presente dissertação foi levantar dados da literatura científica que indicassem quais são os principais fatores que influenciam o sucesso reprodutivo, causando acréscimo ou decréscimo da taxa de reprodução dos cetáceos de vida-livre, e apresentar os métodos mais utilizados nesse tipo de estudo. Para tanto, foram considerados os artigos científicos publicados a partir de 2000. Nos cetáceos o cuidado parental é exclusivamente materno, portanto, os estudos sobre o sucesso reprodutivo são baseados em dados de observações em campo de fêmeas com filhote, usando a foto-identificação, as análises de parentesco, as imagens de ultrassons e as dosagens hormonais. Comparando populações da mesma espécie, algumas possuem machos com variação no sucesso reprodutivo, ou seja, machos que produzem mais descendentes do que outros, e existem populações que o sucesso reprodutivo não varia, todos os machos geram quase o mesmo número de descendentes. De acordo com a teoria da seleção sexual de Darwin, a seleção das características vantajosas dos parceiros sexuais explica a variação do sucesso reprodutivo. Essas características podem ser comportamentais, morfológicas ou fisiológicas. Tanto em odontocetos quanto em

misticetos, quando há variação no número de descendentes gerados, os machos mais velhos parecem possuir vantagens sobre os mais novos. Alguns autores sugerem que isso ocorre devido ao desenvolvimento físico e da concentração mais alta de hormônios andrógenos nos machos mais velhos, outros sugerem que é devido à experiência. Com relação às estratégias reprodutivas, alguns odontocetos além de utilizarem estratégias que sejam favorecidas por conta de seus atributos corporais, o sucesso reprodutivo é também favorecido por formações de grupos sociais estáveis, os quais muitas vezes são constituídos por indivíduos com algum grau de parentesco. Já os misticetos utilizam mais as estratégias reprodutivas que são favorecidas em função de seus atributos corporais. Finalmente, alguns fatores como o aumento da temperatura da superfície do mar e a diminuição da disponibilidade de presas impactam o crescimento populacional de algumas espécies de misticetos; e a poluição tem diminuído o sucesso reprodutivo das fêmeas, sobretudo dos odontocetos que vivem próximos à regiões costeiras.

Palavras-chave: Cetáceos. Taxa reprodutiva. Sucesso reprodutivo.

ABSTRACT

Orteney, N. E.. **Reproductive success in free-ranging cetaceans:** a review about the main factors influencing the reproductive rate of different species. 2018. 37 p. Dissertação (Mestrado em Ciências) – Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2018.

The commercial whaling, small odontocetes bycatch, and pollution are some of the factors contributing to the decline of many cetacean populations. However, while some populations of mysticetes recovered faster than others, odontocetes were less resilient. The reasons that led some populations to recover faster while others are still recovering are not well understood, likewise do not understand yet why the odontocetes appear to recover more slowly. The study of reproductive success can help to elucidate the main factors that interfere with the recovery of these species. The aim of the present dissertation was to collect data of scientific literature that could indicate the main factors influencing reproductive success, causing an increase or decrease of free-ranging cetaceans reproductive rate, and present the most used methods in this type of study. Therefore, the scientific articles published since 2000 were considered. In cetaceans, parental care is exclusively maternal, so reproductive success studies are based on data from field observations of females with calves, using photo-identification, kinship analysis, ultrasound imaging, and hormonal dosages. Comparing cetaceans populations of the same species, some populations have males with variation in reproductive success (i.e. males that produce more offspring than others), and there are populations that reproductive success does not vary (i.e. all males generate almost the same number of offspring). According to Darwin's theory of sexual selection, the mate selection with advantageous characteristics explains the reproductive success variation. These characteristics can be behavioral, morphological or physiological. In odontocetes and mysticetes, when there is variation in the number of descendants generated, the older males seem to have advantages over the younger. Some authors suggest that this occurs because of the physical development and the highest concentration of androgen hormones in older males, other authors suggest that is due to the experience. Regarding reproductive strategies, some odontocetes besides using strategies that are favored since their physical attributes seem to have reproductive success favored

by a formation of stable social groups, which often are made up of individuals with some degree of kinship. While the mysticetes seem to use more reproductive strategies that are favored according to their corporal attributes. Finally, factors such as the increase in sea surface temperature, and the decrease reduction of prey availability, impact the population growth of some mysticetes; and the pollution has decreased the female reproductive success, especially in odontocetes that living close to the coastal regions.

Keywords: Cetaceans. Reproductive rate. Reproductive success.

LISTA DE QUADROS

Quadro 1 -	Métodos de análises de parentesco.....	18
Quadro 2 -	Variáveis presentes nas análises de parentesco.....	19
Quadro 3 -	Identificação das principais variáveis envolvidas nos estudos sobre o sucesso reprodutivo masculino de odontocetos.....	21
Quadro 4 -	Identificação das principais variáveis envolvidas nos estudos sobre o sucesso reprodutivo masculino de mysticetos.....	22

Sumário

1. INTRODUÇÃO	14
2. REVISÃO DA LITERATURA	16
2.1. MÉTODOS DE AVALIAÇÃO DO SUCESSO REPRODUTIVO	16
2.1.1. Identificação de fêmeas prenhas	16
2.1.2. Análises de parentesco.....	17
2.2. FATORES QUE INFLUENCIAM O SUCESSO REPRODUTIVO	23
2.2.1. Fatores morfológicos e fisiológicos: idade, tamanho corporal e competição espermática	24
2.2.2. Fatores sociais e comportamentais: organização social e formação de alianças.....	26
2.2.3. Fatores climáticos e ecológicos.....	28
2.3. FALHAS NA REPRODUÇÃO RELACIONADAS AS ATIVIDADES ANTRÓPICAS	29
3. CONCLUSÕES	31
4. REFERÊNCIAS.....	33

1. INTRODUÇÃO

Os cetáceos (Cetacea) são os mamíferos aquáticos mais numerosos e diversificados, atualmente compreendem 89 espécies vivas pertencentes às subordens Odontoceti (baleias com dentes e golfinhos) e Mysticeti (baleias com barbatanas) (JEFFERSON *et al.*, 2015). Muitas populações de cetáceos foram e ainda são impactadas por atividades antrópicas. A maioria das espécies de grandes baleias (Mysticeti) foi caçada comercialmente no século XX e as populações de algumas foram severamente reduzidas à quase extinção (REEVES *et al.*, 2003). Da mesma forma, algumas populações de diferentes espécies de odontocetos foram reduzidas devido às capturas acidentais em redes de pesca, capturas para cativeiro, capturas intencionais para uso de isca, e à perda de habitat e poluição causada por detritos e por compostos químicos.

Após a proibição da caça comercial pela Comissão Internacional Baleeira (CIB) em 1986, algumas populações de baleias estão se recuperando rapidamente, como a população de baleia-jubarte (*Megaptera novaeangliae*) que frequenta o Brasil (BORTOLOTTI *et al.*, 2016) e as populações de baleia-franca-austral (*Eubalaena australis*) da Argentina, África do Sul e Austrália (KENNEY, 2018). Em contrapartida, algumas populações tem apresentado uma recuperação mais lenta, como as baleias-franca-do-atlântico-norte (*Eubalaena glacialis*) (FRASIER *et al.*, 2007) e as baleias-franca-austral do Chile e do Peru (KENNEY, 2018). Além disso, WADE *et al.* (2012) sugerem que os mysticetos são mais resilientes que os odontocetos devido as diferenças de comportamentos entre esses grupos.

O sucesso reprodutivo é o número de filhotes sobreviventes atribuído a um indivíduo, sendo um parâmetro importante no monitoramento da saúde das populações de cetáceos de vida-livre (p. ex.: WELLS *et al.*, 2014; LANE *et al.*, 2015; KELLAR *et al.*, 2017) e da abundância populacional (p. ex.: FRASIER *et al.*, 2007; PALLIN *et al.*, 2018). Além disso, os estudos para investigar o sucesso reprodutivo auxilia na compreensão dos diferentes aspectos da história de vida dos animais, como o sistema de acasalamento (CRAIG *et al.*, 2002; CERCHIO *et al.*, 2005), a autonomia reprodutiva de uma população (GARRIGUE *et al.*, 2004; CAROLL *et al.*, 2012), a fisiologia e os movimentos de migração (PALLIN *et al.*, 2018). Consequentemente, esses estudos fornecem informações importantes que auxiliam

na definição de áreas prioritárias para a preservação de espécies ameaçadas e podem auxiliar a elucidar os motivos que levaram algumas populações a se recuperarem de forma mais rápida em relação a outras.

No presente trabalho foram discutidos os métodos utilizados para avaliar o sucesso reprodutivo de mysticetos e odontocetos, juntamente com os principais fatores que podem influenciar esse parâmetro causando acréscimo ou decréscimo da taxa de reprodução. Além disso, foram revisados artigos científicos sobre alterações no sucesso reprodutivo relacionadas aos impactos das atividades antrópicas. Para tanto, uma revisão da literatura desde o ano 2000 foi considerada.

2. REVISÃO DA LITERATURA

2.1. MÉTODOS DE AVALIAÇÃO DO SUCESSO REPRODUTIVO

Diferentes métodos são utilizados para estudar o sucesso reprodutivo em animais de vida-livre, sendo a combinação de dois ou mais métodos ou mesmo a comparação entre estes, uma prática comum adotada pelos pesquisadores. Como a maioria dos cetáceos tem um sistema de acasalamento promíscuo e, conseqüentemente, o cuidado parental é exclusivamente materno, os estudos sobre o sucesso reprodutivo nessas espécies combinam dados de observações feitas em campo, como a foto-identificação dos animais, que possibilita o reconhecimento dos pares de fêmea com filhote, e conseqüentemente a idade dos animais registrados no ano de nascimento, com dados genéticos, como a identificação individual e o sexo, e dados hormonais. A seguir, são apresentados os métodos mais utilizados nos estudos sobre sucesso reprodutivo em cetáceos de vida-livre.

2.1.1. Identificação de fêmeas prenhas

Os estudos sobre o sucesso reprodutivo em cetáceos de vida-livre podem ser baseados no diagnóstico das fêmeas prenhas e que após o tempo estimado para o nascimento do filhote, são reavistadas com o seu filhote (WELLS *et al.*, 2014). Dessa forma, somente as fêmeas reavistadas com filhote são classificadas como sucesso reprodutivo, e como falha reprodutiva as fêmeas prenhas que posteriormente foram reavistadas sem o filhote. O sucesso reprodutivo das fêmeas não reavistadas no período de tempo determinado é classificado como desconhecido (KELLAR *et al.*, 2017).

A prenhez em golfinhos é diagnosticada por meio de um ultrassom, o que possibilita também avaliar o desenvolvimento fetal e a sua viabilidade, além de estimar a idade gestacional e medir as estruturas anatômicas (WELLS *et al.*, 2014). Tanto WELLS *et al.* (2014) e KELLAR *et al.* (2017) também diagnosticaram as fêmeas prenhas por meio da dosagem de progesterona sérica e progesterona extraída da gordura. De acordo com O'BRIEN E ROBECK (2012), uma das vantagens desse método é que o aumento da progesterona ocorre antes que o feto possa ser visualizado pelo ultrassom; e a desvantagem é que níveis altos de

progesterona também estão associados a ovulações não-férteis e pseudociese, dando um falso diagnóstico de prenhez.

O diagnóstico da prenhez de cetáceos de grande porte, cujo diagnóstico por imagem não é possível (PALLIN *et al.*, 2018), é realizado por meio da coleta não-invasiva de fezes, gordura e/ou o borrifo para quantificação de hormônios sexuais (HOGG *et al.*, 2005; ROLLAND *et al.*, 2005; KELLAR *et al.*, 2017).

2.1.2. Análises de parentesco

Outro método utilizado para estudar o sucesso reprodutivo de uma população é baseado na análise de parentesco. Existem seis métodos diferentes de análise de parentesco que podem ser executados independentemente ou por meio de uma combinação entre eles, dependendo da complexidade da população que se deseja estudar (JONES *et al.*, 2010). Em estudos sobre o sucesso reprodutivo masculino em golfinhos e baleias, as análises de parentesco são realizadas para mensurar o número de descendentes gerados pelos machos (p. ex.: KRÜTZEN *et al.*, 2004; FORD *et al.*, 2011; GREEN *et al.*, 2011; CARROL *et al.*, 2012).

O Quadro 1 apresenta um resumo das características de cada um dos métodos de análise de parentesco. Sob o ponto de vista teórico, se os dados genotípicos forem suficientemente robustos, as análises de parentesco realizadas pelos métodos de exclusão, atribuição categórica, atribuição fracionária e modelos de análise completa devem apresentar o mesmo resultado (JONES *et al.*, 2009). Por esse motivo, JONES *et al.* (2009) recomendam o uso de pelo menos dois métodos de análise de parentesco para verificar se ocorre ou não discrepância entre os resultados e se há necessidade de obtenção de dados genéticos complementares.

Quadro 1 – Métodos de análises de parentesco

Reconstrução Parental (*Parental Reconstruction*)– Parte do princípio de que a prole herda pelo menos um alelo paterno e um alelo materno por loco; e que em grupos de irmãos-inteiros e/ou meios-irmãos, toda a progênie compartilha pelo menos um genitor. Esse método compara os genótipos de um grupo de indivíduos que possuem uma relação de parentesco de irmãos-inteiros e/ou meios-irmãos visando reconstruir os genótipos dos genitores. O método também possibilita que o genótipo de um dos genitores seja reconstruído por meio da subtração dos alelos de um genitor conhecido dos genótipos das proles. Por exemplo, subtraindo-se os alelos da mãe dos genótipos das proles, têm-se os alelos de herança paterna.

Reconstrução de irmãos (*Sibship Reconstruction*) – Quando não é possível identificar, por meio de observações em campo, as relações de parentesco entre os indivíduos amostrados, uma comparação é feita entre os genótipos afim de classificar e separar os indivíduos em grupos de irmãos-inteiros, meios-irmãos e indivíduos não-relacionados. Após identificar os indivíduos cuja relação de parentesco seja de irmãos, é realizada a reconstrução dos genótipo dos genitores.

Exclusão (*Exclusion*) - Compara o genótipo paterno inferido com os genótipos de todos os machos candidatos a paternidade amostrados. Os candidatos que falham em compartilhar um alelo com a prole de interesse são excluídos da possibilidade de serem os verdadeiros pais. As principais desvantagens desse método são que este não considera a possibilidade de um ou mais indivíduos compartilharem os mesmos alelos ao acaso e também ignora a existência de mutações genéticas e erros de genotipagem. Dessa forma, os testes de paternidade realizados pelo método de exclusão podem identificar equivocadamente como pai um candidato a paternidade que compartilha todos os alelos com a prole de interesse devido ao acaso, e pode também excluir o pai verdadeiro por conta de uma mutação ou erro de genotipagem em um alelo. Além disso, em populações com um número grande de filhos e candidatos a paternidade, é possível que mais de um macho candidato não seja excluído da possibilidade de ser pai da prole de interesse. Quando não for possível identificar qual dos candidatos é o verdadeiro genitor da prole pelo método de exclusão, a atribuição da paternidade pode ser feita por meio da alocação categórica ou da alocação fracionária. Ambos os métodos escolhem, entre os candidatos remanescente, à qual macho atribuir a paternidade, considerando a existência de mutação e erros de genotipagem.

Alocação Categórica (*Categorical Allocation*) - Utiliza abordagens estatísticas, como os métodos estatísticos baseados na razão de verossimilhança ou os métodos Bayesianos, para atribuir completamente a paternidade a um único macho pertencente ao grupo de candidatos que não puderam ser eliminados como possíveis pais pelo método da exclusão.

Alocação Fracionária (*Fractional Allocation*) - Utiliza as mesmas abordagens estatísticas que a alocação categórica. Entretanto, cada filho é atribuído parcialmente aos candidatos a paternidade que não puderam ser eliminados pelo método da exclusão. Em outras palavras, um candidato a paternidade pode ter um número não inteiro de filhos atribuídos a ele.

Análise completa de parentesco e probabilidade (*Full Probability Parentage Analysis*) - É um modelo de estrutura única, utilizado para estimar variáveis de interesse em uma população simultaneamente às análises de parentesco entre genitores e prole. Esse método inclui as incertezas das análises de parentesco na estimativa das variáveis de interesse, resultando em uma confiança estatística mais acurada do que o método de alocação categórica que realiza essa mesma análise em duas etapas separadas e não inclui as incertezas dos testes de parentesco na estimativa da variável de interesse. Na ausência de dados genotípicos, os métodos alocação categórica e alocação fracionária implicitamente supõem que todos os candidatos a paternidade incluídos na análise tem a mesma probabilidade de ser o verdadeiro genitor de uma determinada prole. A análise completa de parentesco e probabilidade consegue afrouxar essa suposição, considerando informações ecológicas relevantes como localização espacial e condição reprodutiva, por exemplo. A desvantagem desse método é que a especificação do modelo é complexa e pode requerer suposições acerca de relações entre as variáveis que não são documentadas e o sucesso reprodutivo.

Fonte: (Adaptado de JONES *et al.* 2009)

Cada modelo de análise de parentesco inclui variáveis que podem influenciar a identificação dos pares de pais-filhos. Essas variáveis são: quantidade de locos de microssatélites genotipados, abordagem estatística da análise (p.ex.: métodos baseados na razão de verossimilhança ou Bayesianos) e nível de confiança. O Quadro 2 descreve cada uma das variáveis e como estas podem influenciar as análises de parentesco.

Quadro 2 – Variáveis presentes nas análises de parentesco

Quantidade de loci de microssatélite genotipados – A quantidade de loci a serem genotipados para a realização das análises de parentesco depende de quatro fatores: (1) a quantidade de candidatos a paternidade que se pretende distinguir; (2) a proporção de machos candidatos a paternidade que foram amostrados; (3) se existem dados genotípicos que estão disponíveis a partir de um genitor conhecido (nas análises de maternidade e de paternidade) ou se o sexo dos genitores candidatos é conhecido (na análise parental); e (4) a heterozigosidade esperada para cada locus (KALINOWSKI *et al.*, 2007).

As análises de paternidade aplicadas a grandes populações podem gerar alguns resultados inconclusivos se a prole em questão possuir um conjunto de alelos particularmente comuns em todos os loci. Em casos como este, a solução é genotipar uma quantidade maior de loci de microssatélites (KALINOWSKI *et al.*, 2007).

De acordo com KALINOWSKI *et al.* (2007), maximizar a quantidade de loci genotipados é também importante em estudos de populações em que esta possuir muitos indivíduos com alguma relação de parentesco, pois análises com poucos loci genotipados podem falhar devido à alta probabilidade de indivíduos aparentados compartilharem os mesmos conjuntos de alelos por descendência em todos os loci. Segundo os referidos autores, selecionar loci com maior heterozigosidade esperada não faria diferença em casos como este.

Abordagem estatística da análise - Os métodos estatísticos mais utilizados nos estudos sobre sucesso reprodutivo de cetáceos são os métodos baseados na razão de verossimilhança (*likelihood-based methods*, em inglês) e os métodos Bayesianos. Ambas abordagens são mais utilizadas quando o genótipo materno é conhecido, entretanto, as equações podem ser generalizadas para os casos em que os genótipos dos dois genitores forem desconhecidos (JONES *et al.*, 2009).

Os métodos baseados na razão de verossimilhança e os métodos Bayesianos se resumem as probabilidades de transição mendeliana, as quais descrevem a probabilidade de se obter um determinado genótipo a partir da combinação dos genótipos dos genitores (MARSHALL *et al.*, 1998). Por exemplo, se um filhote cujo genitor é desconhecido possuir o alelo paterno '120', um macho homozigoto para esse alelo (com genótipo 120/120) tem uma probabilidade maior de ter gerado um filhote com o referido alelo do que um macho heterozigoto (com genótipo 120/136), (JONES *et al.*, 2009).

O método baseado na razão de verossimilhança avalia hipóteses de um conjunto de dados e determina a probabilidade de uma hipótese em relação a outra. Por exemplo, podem ser consideradas as seguintes hipóteses: (1) H_1 , o macho, candidato a paternidade, é o verdadeiro genitor da prole; (2) H_2 , o genitor é um macho qualquer pertencente a população estudada. Em outras palavras, pode se dizer que as abordagens baseadas na razão de verossimilhança são utilizadas para verificar qual é a probabilidade de um determinado macho, candidato a paternidade, ser realmente o genitor de um determinado filhote, comparando com as probabilidades de outros machos da população estudada serem os genitores desse filhote. Nessa abordagem os métodos mais utilizados são os desenvolvidos por MARSHALL *et al.* (1998) e KALINOWSKI *et al.* (2007), o primeiro muitas vezes citado na literatura como "*likelihood-based paternity*" ou "*likelihood approach*", e o último como "*maximum-likelihood approach*". A diferença entre esses métodos é que KALINOWSKI *et al.* (2007) modificaram a equação de MARSHALL *et al.* (1998) para que esta incluísse os erros de genotipagem na análise, consequentemente aumentando o sucesso nas atribuições de paternidade.

Quadro 2 – (Continuação) Variáveis presentes nas análises de parentesco

Nível de confiança da análise - Nas análises de paternidade, ocorrem dois tipos de erros na identificação da relação de parentesco dos supostos pares de pais-filhos: (1) *Erro Tipo I*, há ocorrência de um resultado falso-positivo provocado pela combinação aleatória dos genótipos de indivíduos de uma mesma população, isso ocorre, por exemplo, quando dois indivíduos sem relação de parentesco são equivocadamente identificados como pai-filho; (2) *Erro Tipo II*, a análise de paternidade não é capaz de identificar a relação de parentesco de um par de indivíduos cuja verdadeira relação é a de pai-filho, em outras palavras, ocorre uma falsa exclusão da paternidade (CERCHIO *et al.*, 2005). Para estabelecer uma tolerância a esses erros, são atribuídos os níveis de confiança da análise de paternidade (KALINOWSKI *et al.*, 2007). De acordo com CERCHIO *et al.* (2005), quando um nível de confiança de 95% é adotado na análise, ocorre decréscimo do erro tipo I e aumento de erro tipo II; e, ao adotar um nível de confiança de 80%, um acréscimo de erro tipo I e decréscimo de erro tipo II são esperados.

Além de incluir essas variáveis, alguns estudos sobre sucesso reprodutivo incluem uma análise do DNA mitocondrial (mtDNA) para confirmar se os pares identificados como pais-filhos pela análise de parentesco está correta (GARRIGUE *et al.*, 2004; CAROLL *et al.*, 2012). O Quadro 3 e o Quadro 4 listam alguns dos artigos discutidos no presente estudo e apresentam de forma sucinta as principais variáveis envolvidas em cada um dos estudos.

Quadro 3 – Identificação das principais variáveis envolvidas nos estudos sobre o sucesso reprodutivo masculino de odontocetos

Referência	KRÜTZEN <i>et al.</i> (2004)		GREEN <i>et al.</i> (2011)		FORD <i>et al.</i> (2011)	
Espécie	Golfinho-nariz-de-garrafa (<i>Tursiops sp.</i>)		Golfinho-pintado-do-atlântico (<i>Stenella frontalis</i>)		Orca (<i>Orcinus orca</i>)	
Estoque (população ou subpopulação)	Shark Bay (Austrália Ocidental)		Little Bahama Bank (norte de <i>Grand Bahama Island</i>)		Leste do Pacífico Norte	
Tamanho do estoque	-		90-100 indivíduos		85 indivíduos	
Número de indivíduos amostrados	103 fêmeas 130 machos 34 pares mãe-filhote 305 indivíduos no total		52 fêmeas 36 machos 29 pares mãe-filhote 88 indivíduos no total		não informa o número de fêmeas não informa o número machos 14 pares mãe-filhote 78 indivíduos no total	
Número de loci de microssatélites genotipados	8		10		26	
Análise de mtDNA	Não		Sim		Sim	
Abordagem estatística, nível de confiança e atribuição da paternidade	<i>Likelihood approach</i>		<i>Maximum Likelihood approach</i>		<i>Maximum Likelihood approach</i>	
	80%	95%	80%	95%	80%	95%
	11 machos com 1 filho 1 macho com 2 filhos 1 macho com 4 filhos	8 machos com 1 filho 1 macho com 3 filhos	5 machos com 1 filho	5 machos com 1 filho	1 macho com 1 filho	1 macho com 3 filhos
	<i>Bayesian</i>		-		<i>Most likely pedigree</i>	
	80%	95%	-	-	2 machos com 1 filho 3 machos com 3 filhos 1 macho com 4 filhos 1 macho com 8 filhos	
	1 macho com 1 filho	6 machos com 1 filho 1 macho com 2 filhos				

Quadro 4 – Identificação das principais variáveis envolvidas nos estudos sobre o sucesso reprodutivo masculino de mysticetos

Referência	GARRIGUE <i>et al.</i> (2004)		CERCHIO <i>et al.</i> (2005)		FRASIER <i>et al.</i> (2007)		CARROLL <i>et al.</i> (2012)	
Espécie	Baleia jubarte (<i>Megaptera novaeangliae</i>)		Baleia jubarte (<i>Megaptera novaeangliae</i>)		Baleia –franca-do-atlântico-norte (<i>Eubalaena glacialis</i>)		Baleia-franca-austral (<i>Eubalaena australis</i>)	
Estoque (população ou subpopulação)	Nova Caledônia (Pacífico Sul)		Pacífico mexicano (Pacífico Norte)		Atlântico Norte		Nova Zelândia	
Tamanho do estoque	373-774		1200-1500		300-350		2900	
Número de indivíduos amostrados	80 fêmeas 133 machos 16 pares mãe-filhote 229 indivíduos no total		177 fêmeas 297 machos 125 pares mãe-filhote 619 indivíduos no total		127 fêmeas 151 machos (116 candidatos) 87 pares mãe-filhote 278 indivíduos no total		não informa o número de fêmeas 314 machos 34 pares mãe-filhote 763 indivíduos no total	
Número de loci de microssatélites genotipados	9		13		28		13	
Análise de mtDNA	Sim		Não		Não		Sim	
Abordagem estatística, nível de confiança e atribuição da paternidade	<i>Likelihood approach</i>		<i>Maximum likelihood approach</i>		<i>Likelihood - Randomization approaches</i>		<i>Maximum likelihood – Bayesian approaches</i>	
	80%	95%	80%	95%	80%	95%	80%	95%
	3 machos com 1 filho	2 machos com 1 filho	246 machos sem filhos 43 machos com 1 filho 5 machos com 2 filhos 3 machos com 3 filhos	264 machos sem filhos 28 machos com 1 filho 3 machos com 2 filhos 2 machos com 3 filhos	1,5 filhos/macho (54 filhotes foram atribuídos a 36 machos)	1,38 filhos/macho (36 filhotes foram atribuídos a 26 machos)	26 machos com 1 filho 4 machos com 2 filhos	
	-		<i>Randomization approach</i>		-		-	
			80%	95%				
	-	-	242,1 machos sem filhos 48 machos com 1 filho 6,2 machos com 2 filhos 0,5 machos com 3 filhos	258,9 machos sem filho 34,8 machos 1 filho 2,9 machos com 2 filhos 0,2 machos com 3 filhos	-	-	-	-

2.2. FATORES QUE INFLUENCIAM O SUCESSO REPRODUTIVO

De acordo com CONNOR *et al.* (2000), os machos dos cetáceos não apresentam cuidado parental com suas proles, sendo o comportamento de cuidar da prole de maneira compartilhada atribuído exclusivamente às espécies monogâmicas. Em virtude dessa característica dos machos dos cetáceos e da maioria das espécies de baleias e golfinhos terem um sistema de acasalamento promíscuo, existem algumas explicações para a variação do sucesso reprodutivo entre os indivíduos de uma mesma população baseadas na teoria da seleção sexual formulada por DARWIN (1859; 1871).

KRÜTZEN *et al.* (2004) fundamentaram o trabalho em três categorias de seleção sexual: (I) competição intrasexual, em que os machos competem diretamente, envolvendo-se em combates físicos, ou indiretamente, por meio de competição espermática - produção de mais espermatozoides de melhor qualidade; (II) escolha das fêmeas por machos com mais vigor, ou por aqueles que demonstram melhor habilidade nos combates físicos, ou ainda escolha críptica do espermatozoide; e (III) coerção por parte dos machos, em que estes molestam as fêmeas, forçando a cópula para aumentar o sucesso reprodutivo. CRAIG *et al.* (2002), acrescentam uma quarta categoria na seleção sexual que é a escolha dos machos por fêmeas de alto potencial reprodutivo, isto é, fêmeas que não estejam acompanhadas de filhotes.

É importante ressaltar que o termo “escolha” ou “comportamento de escolha” utilizado no presente trabalho e também nos estudos citados não se refere a um processo cognitivo que envolve o sistema nervoso central, como quando o termo é utilizado para se referir às escolhas realizadas por seres humanos. De acordo com PINEL (2005), existe uma tendência equivocada em se pensar o comportamento em termos de dicotomias, como por exemplo “fisiológico ou psicológico?”, “herdado ou aprendido?”. Da mesma maneira, segundo o autor, é errado pensar “o quanto de um comportamento é genético e quanto é resultado da experiência”, pois os fatores genéticos e fatores relacionados com a experiência não se combinam de forma aditiva. Todo comportamento pode ser entendido como um produto de interações entre três fatores: (I) o legado genético dos organismos, produto da sua evolução; (II) suas experiências; e (III) sua percepção da situação atual (PINEL, 2005).

A seguir são apresentados e discutidos alguns artigos que explicam a variação do sucesso reprodutivo em cetáceos de vida-livre que partem da fundamentação teórica da seleção sexual e também da fisiologia reprodutiva e de aspectos ecológicos.

2.2.1. Fatores morfológicos e fisiológicos: idade, tamanho corporal e competição espermática

Estudos envolvendo observações de indivíduos com idades conhecidas de baleias-jubarte (CLAPHAM, 1992), baleias-franca-do-atlântico-norte (FRASIER *et al.*, 2007) e golfinhos-pintado-do-atlântico (*Stenella frontalis*) (GREEN *et al.*, 2011), constataram que os machos passam a integrar a população reprodutiva mais tarde que as fêmeas, assim como ocorre com diversas espécies cujo sistema de acasalamento é promíscuo.

Uma explicação para este fato pode estar relacionada ao desenvolvimento físico dos machos mais velhos em relação aos juvenis. FORD *et al.* (2011) constataram que machos mais velhos de orcas (*Orcinus orca*) têm um sucesso reprodutivo maior que os juvenis e relatam que embora os machos atinjam a maturidade sexual entre os 11 a 15 anos, a maturidade física é atingida, apenas, aos 21 anos de idade. O fato dos machos serem muito maiores que as fêmeas, inclusive no tamanho das nadadeiras (dorsal, peitorais e caudal), permite o reconhecimento dos machos mais velhos pelas fêmeas, o que favorece o acasalamento desses machos. Os machos mais velhos de baleias-francas-do-atlântico-norte também apresentaram maior sucesso reprodutivo (FRASIER *et al.*, 2007), embora as fêmeas dessa espécie, diferente das orcas, sejam um pouco maiores que os machos. Nesse caso, a explicação para o aumento do sucesso reprodutivo de indivíduos mais velhos pode estar relacionada ao fato de que estes possuem maiores concentrações de hormônios andróginos que os juvenis (ROLLAND *et al.*, 2005).

Ambos estudos transmitem a ideia de que alguns machos podem atingir a maturidade sexual em idade precoce, mas a maioria não apresenta um estágio de desenvolvimento testicular até o início da vida adulta. Além disso, é interessante notar a diversidade de estratégias reprodutivas existentes entre diferentes espécies de cetáceos. Enquanto que as orcas parecem utilizar uma estratégia que as

beneficiam por conta de suas características corporais pré-copulatórias (tamanho e perfil corporais, por exemplo), as baleias-francas parecem utilizar uma estratégia que as beneficiam por suas características pós-copulatórias (eficiência espermatogênica, por exemplo).

Por meio do cálculo da razão entre o tamanho dos testículos e o comprimento total do corpo é possível ter uma ideia da capacidade de produção de espermatozoide de algumas espécies e verificar qual é a principal estratégia reprodutiva utilizada, como competições físicas entre os machos ou competição espermática (ROBECK E O'BRIEN, 2018). DINES *et al.* (2015) verificaram que machos de 58 espécies de cetáceos que apresentam dimorfismo sexual proeminente têm também a menor massa testicular, evidenciando um *trade-off* entre características corporais pré-copulatórias (tamanho, perfil corporal, dentes, presas e vocalização) e pós-copulatórias (tamanho dos testículos e eficiência espermatogênica). De acordo com ROBECK E O'BRIEN (2018), machos com testículos pequenos em relação ao comprimento do corpo, envolvem-se muito mais em competições físicas com outros machos para conseguir acesso a fêmea que machos com testículos grandes em relação ao comprimento corporal, sugerindo a existência de competição espermática nesses últimos machos.

GREEN *et al.* (2011) relataram que fêmeas de golfinhos-pintado-do-atlântico foram avistadas mais vezes copulando com machos mais velhos do que com machos mais novos, sendo que os primeiros na maioria das vezes fazem parte de um algum grupo (ou constituem algum tipo de aliança), e os últimos encontram-se sozinhos ou participam de grupos ainda não muito bem consolidados. As observações de GREEN *et al.* (2011) são interessantes porque sugerem tanto a existência de um processo de escolha por parte das fêmeas reprodutivamente receptivas, como também sugerem que a idade é um fator importante não só por conta do desenvolvimento físico do animal, mas também por conta do processo de aprendizagem, visto que os machos mais velhos estão frequentemente envolvidos em grupos que colaboram para o aumento do sucesso reprodutivo (KRÜTZEN *et al.*, 2004; GREEN *et al.*, 2011).

Independente da estratégia reprodutiva utilizada pelos machos, competição física ou competição espermática, os mais velhos parecem ter vantagens sobre os mais novos, tanto por conta do desenvolvimento físico quanto por conta da experiência adquirida ao longo dos anos.

2.2.2. Fatores sociais e comportamentais: organização social e formação de alianças

O estabelecimento de grupos sociais estáveis (ou alianças) é frequente nas situações em que os indivíduos ficam próximos uns dos outros por período de tempo prolongado e quando as condições ambientais são favoráveis para que esses demonstrem comportamentos de cooperação (CLAPHAM, 1996). A formação de grupos que contenham indivíduos com algum grau de parentesco pode estar associada a um mecanismo de reconhecimento.

Em espécies cujas fêmeas são uníparas e que os filhotes se tornam rapidamente independentes de suas genitoras, como por exemplo, a baleia-jubarte em que o filhote desmamado (em torno de um ano) deixa sua genitora antes do nascimento de um irmão, o reconhecimento de indivíduos aparentados nas próximas estações reprodutivas é raro, assim como a formação de grupos sociais constituídos por indivíduos aparentados. Embora não se deve também descartar a hipótese de que os machos com algum grau de parentesco constituam grupos para obter acesso as fêmeas (CLAPHAM, 1992; CLAPHAM, 1996), alguns estudos genéticos não encontraram relação de parentesco entre machos dentro dos grupos competitivos (CLAPHAM E PALSROLL, 1997; VALSECCHI *et al.*, 2002; CERCHIO *et al.* 2005; POMILLA E ROSENBAUM, 2006; CYPRIANO-SOUZA *et al.*, 2010). Entretanto, em espécies como, por exemplo, os golfinhos nariz-de-garrafa (*Tursiops truncatus*) em que o cuidado materno com a prole se estende aproximadamente por três a seis anos e a separação da fêmea e do filhote coincide com o nascimento do próximo filhote (WELLS E SCOTT, 2002), alianças entre os machos com algum grau de parentesco são frequentemente formadas.

A hipótese de que existe um mecanismo de reconhecimento entre indivíduos aparentados também parece ser verdadeira para as orcas do sul do leste do Pacífico Norte (comunidade que pode ser observada entre a Columbia Britânica e a Califórnia) cujo acasalamento ocorre entre indivíduos de um mesmo grupo, mas não há registros de casos de endogamia ou de filhotes resultantes do acasalamento entre o macho genitor e sua filha (FORD *et al.*, 2011). Curiosamente, KRÜTZEN *et al.* (2004) constatarem a existência de um acasalamento endogâmico em golfinhos-nariz-de-garrafa e observaram que alguns indivíduos machos que compunham a aliança, atuavam como auxiliares não-reprodutivos de outros machos desse mesmo

grupo. De acordo com FORD *et al.* (2011), a ausência do comportamento de coerção sexual na comunidade de orcas do sul do leste do Pacífico Norte pode explicar a diferença no grau de endogamia dessas orcas e da população de golfinhos-nariz-de-garrafa estudada por KRÜTZEN *et al.* (2004), visto que existem várias similaridades entre os sistemas sociais e histórias de vida das referidas populações.

KRÜTZEN *et al.* (2004) observou que o sucesso reprodutivo dos machos tende a ser maior de acordo com o tipo de aliança estabelecida. A paternidade atribuída aos golfinhos-nariz-de-garrafa que agiam cooperativamente em duplas ou trios para sequestrar e controlar fêmeas em condições reprodutivas foi de até quatro filhotes por macho (quando adotado o nível de confiança do teste de paternidade de 80%), e a paternidade atribuída aos machos avistados sozinhos foi de apenas um filhote (KRÜTZEN *et al.*, 2004).

O estabelecimento de alianças tem início a partir de uma determinada idade, por exemplo, nos golfinhos-pintado-do-atlântico foi observado que as alianças são estabelecidas aproximadamente aos 9 anos de idade (fase em que o animal é considerado adulto e possui um padrão de coloração característico de manchas escuras no ventre e manchas claras no dorso, em inglês denominado *mottled years*) e o estreitamento dessa relação entre os machos ocorre aproximadamente aos 16 anos (fase em que os animais apresentam uma coloração similar com a descrita anteriormente, mas agora com a ponta do focinho branca, em inglês *fused age class*; GREEN *et al.*, 2011).

Outro tipo de estratégia adotada pelos cetáceos para aumentar as chances de obter sucesso reprodutivo foi estudada por CRAIG *et al.* (2002), os quais observaram que além da competição intrasexual, os machos de baleias-jubarte escolhem com quais fêmeas irão acasalar. Nesse estudo, os autores observaram que as fêmeas sem filhote eram frequentemente avistadas em grupos grandes, contendo quatro ou mais machos adultos. Além disso, essas mesmas fêmeas avistadas sem filhote foram observadas acompanhadas apenas de filhote em outras estações reprodutivas. Com o progresso da estação, CRAIG *et al.* (2002) observaram que as fêmeas com filhote começaram a ser escoltadas pelos machos com mais frequência no momento em que as fêmeas sem filhote tornaram-se raras, e que o comportamento dos machos de fazer investidas com a cabeça contra outros machos era menos frequente em agrupamentos com filhote do que em grupos

compostos apenas por indivíduos adultos. Os resultados obtidos por CRAIG *et al.* (2002) sugerem uma quarta categoria de seleção sexual: escolha da parceira sexual em coexistência com competições entre os machos.

Outro comportamento interessante dos cetáceos que pode estar vinculado a algum tipo de estratégia reprodutiva, são as canções emitidas por alguns mysticetos, como os machos de baleia-jubarte (TYACK, 1981). De acordo com SARDELIS *et al.* (2016), apenas algumas espécies são conhecidas por cantar (baleia-azul (*Balaenoptera musculus*), baleia-fin (*B. physalus*), baleia-da-groelândia (*Balaena mysticetus*), baleia-minke (*B. acutorostrata*) e baleia-jubarte), e embora não existam estudos investigando o número de descendentes gerados por machos cantores e não cantores, supõem-se que as canções são emitidas para atrair as fêmeas e/ou marcar território (SARDELIS *et al.*, 2016).

2.2.3. Fatores climáticos e ecológicos

Os machos dos cetáceos podem ter sazonalidade reprodutiva difusa, isto é, quando espermatozoides maduros são produzidos o ano todo, mas com tendências sazonais, como ocorre com os golfinhos-nariz-de-garrafa e com as orcas, por exemplo; ou sazonalidade reprodutiva discreta, quando a produção de espermatozoides é limitada a dois a três meses por ano, como ocorre com os golfinhos do gênero *Lagenorhynchus* spp. e as toninhas (*Pontoporia blainvillei*), (ROBECK E O'BRIEN, 2018).

De acordo com ROBECK E O'BRIEN (2018), não existem evidências de que os cetáceos possuam uma glândula pineal ou fontes extrapineais de melatonina, e por isso, a via de como o fotoperíodo regula a reprodução desses animais é desconhecida. Para estes autores, os mecanismos da seleção natural guiados por flutuações sazonais das condições ambientais (por exemplo, a disponibilidade de alimentos e as temperaturas da água e do ar) são os responsáveis pela sazonalidade reprodutiva nos cetáceos.

A condição nutricional das fêmeas é fundamental na determinação da idade da maturidade sexual, ovulação, fertilidade, quantidade de leite a ser produzido e na determinação dos intervalos entre os nascimentos de um filhote e outro (MILLER *et al.*, 2011). De acordo com SEYBOTH *et al.* (2016), tal relação pode ser explicada pelo mecanismo de regulação do hormônio leptina, produzido no tecido adiposo,

cujas ações ocorrem no hipotálamo e na pituitária estimulando a secreção do hormônio liberador de gonadotrofina e hormônio luteinizante, respectivamente (ZIEBA *et al.*, 2005).

Embora SEYBOTH *et al.* (2016) não tenham avaliado o sucesso reprodutivo individual das baleias-franca-austral, mas sim verificado o número de nascimentos entre os anos 1977 a 2013, os resultados por eles obtidos evidenciaram uma relação entre a quantidade de nascimentos por estações reprodutivas com a disponibilidade de alimentos para esses animais e o aumento da temperatura da superfície do mar provocado pelo fenômeno El Niño. Portanto, a longo prazo, é provável que o aumento da temperatura dos oceanos provocado pelo aquecimento global e a pesca predatória causem impactos negativos no crescimento de populações de cetáceos.

2.3. FALHAS NA REPRODUÇÃO RELACIONADAS AS ATIVIDADES ANTRÓPICAS

Estudos desde a década de 1980 têm reportado desequilíbrios hormonais (SUBRAMANIAN *et al.*, 1987); e reprodutivos, como hermafroditismo (DE GUISE *et al.*, 1994) e aumento de casos de falhas reprodutivas em cetáceos (falha na prenhez ou óbito de neonatos; LANE *et al.*, 2015; KELLAR *et al.*, 2017) em consequência da exposição à contaminantes. Devido à complexidade do assunto e à grande quantidade de publicações sobre esse tema, nessa seção serão abordados alguns estudos mais recentes. Todavia mais informações sobre como a poluição afeta a fisiologia e a reprodução dos cetáceos podem ser consultadas no livro “*Toxicology of Marine Mammals*”, publicado por VOS *et al.* (2003).

Os estudos de LANE *et al.* (2015) e KELLAR *et al.* (2017) acompanharam o declínio da saúde reprodutiva das populações de golfinhos-nariz-de-garrafa que habitam o norte do Golfo do México e foram vítimas do derramamento de petróleo da plataforma *Deepwater Horizon*. A explosão da plataforma ocorreu em abril de 2010 e estima-se que cerca de 4,9 milhões de barris foram derramados. Quase um ano após o acidente, LANE *et al.* (2015) iniciaram a avaliação da saúde reprodutiva dos golfinhos-nariz-de-garrafa e verificaram que apenas 20% das fêmeas diagnosticadas como prenhas produziram filhotes viáveis, sendo que antes do acidente a taxa de sucesso reprodutivo era de 83% (WELLS *et al.*, 2014).

Aproximadamente três e quatro anos após o desastre, KELLAR *et al.* (2017) reavaliaram a saúde reprodutiva das populações de golfinhos-nariz-de-garrafa do norte do Golfo do México e verificaram que a taxa de sucesso reprodutivo permaneceu em 19,4% (de 36 fêmeas diagnosticadas como prenhas, 7 geraram filhotes viáveis), enquanto que populações de áreas não afetadas pelo derramamento de petróleo apresentaram uma taxa de sucesso reprodutivo de 64,7% (de 34 fêmeas diagnosticadas como prenhas, 22 geraram filhotes viáveis).

LANE *et al.* (2015) realizaram a marcação dos golfinhos residentes da baía de Barataria com telemetria para certificar que os animais não migraram da região em nenhum momento e, dessa forma, constataram que todos foram expostos ao petróleo e componentes derivados. De acordo com os autores, a exposição ao petróleo ocorre por meio da ingestão, inalação, aspiração e absorção dérmica; e as consequências para a saúde dos animais expostos foram doença pulmonar de grau moderado a grave e hipoadrenocorticism; sendo que 57% dos animais que tiveram falha na reprodução foram diagnosticados com doença pulmonar. Em humanos, durante uma gravidez normal, o consumo materno de oxigênio aumenta 15 a 20% para dar suporte ao aumento da atividade metabólica e para enriquecer a pressão parcial de oxigênio no sangue (GOODNIGHT E SOPER, 2005). Portanto, uma complicação pulmonar limita a capacidade de obtenção do oxigênio adicional e aumenta a probabilidade de ocorrerem interrupções precoces, desenvolvimento fetal deficiente ou abortos espontâneos (GOODNIGHT E SOPER, 2005), o que explica o baixo sucesso reprodutivo dos golfinhos-nariz-de-garrafa fêmeas que foram expostos ao petróleo e tiveram doença pulmonar.

Outros compostos, além do petróleo e seus derivados, estão relacionados a diminuição do sucesso reprodutivo dos cetáceos. Alguns desses compostos conhecidos por causarem falhas na reprodução pertencem a classe dos poluentes organoclorados persistentes (POPs), como os bifenilos policlorados (PCBs) e defensivos agrícolas (COLBORN E SMOLEN, 2003).

3. CONCLUSÕES

Muitas populações de cetáceos foram reduzidas em consequência das atividades antrópicas nos séculos passados e ainda sofrem algum tipo de impacto. As atividades antrópicas atuais interferem na reprodução de todos os cetáceos, porém causam mais impactos nas populações de odontocetos do que nas de mysticetos. Tais impactos podem ser estudados e melhor compreendidos por meio de avaliações do sucesso reprodutivo.

Dentre os métodos usados para estudar o sucesso reprodutivo em cetáceos, a detecção de fêmeas prenhas por meio da coleta de material biológico e realização de ultrassons é abordado para pequenos odontocetos devido a possibilidade de se manusear esses animais. Entretanto, as técnicas não-invasivas, como coleta de fezes, gordura e borrifo, são usadas tanto para odontocetos quanto para mysticetos, para a identificação das fêmeas prenhas por meio de dosagens hormonais e/ou análises de parentesco. Ambos os métodos requerem informações complementares como foto-identificação dos animais, além de que para a realização das análises de parentescos é recomendado que se tenha o conhecimento da idade dos animais amostrados. Além disso, como a maioria das espécies de cetáceos tem um sistema de acasalamento promíscuo, e o cuidado parental é exclusivamente materno, a foto-identificação é feita somente das fêmeas com filhote. Portanto, também é recomendado o uso de mais um método de análise de parentesco em conjunto com os dados de DNA mitocondrial para identificar o macho genitor.

Comparando o sucesso reprodutivo de odontocetos e mysticetos, quando há variação no número de descendentes gerados, os machos mais velhos parecem possuir vantagens sobre os mais novos. Alguns estudos sugerem que isso ocorre por conta do desenvolvimento físico e da concentração mais alta de hormônios andrógenos nos machos mais velhos, enquanto outros sugerem que é devido à experiência.

Em relação as estratégias utilizadas para acasalamento, observa-se uma diferença de comportamento entre odontocetos e mysticetos. Os primeiros apresentam laços sociais mais fortes, com formações de grupos sociais estáveis (alguns incluindo indivíduos aparentados) e até estratégias em que o grupo constituído apenas por machos sequestram as fêmeas para forçar a cópula. Enquanto que os mysticetos não apresentam formação de grupos estáveis e as estratégias parecem estar relacionadas às competições físicas entre os machos, a

competição espermática e especula-se que haja estratégia reprodutiva relacionada às canções emitidas por alguns machos.

As populações de odontocetos que vivem próximas a áreas costeiras são mais prejudicadas pelas atividades antrópicas, principalmente em decorrência da poluição que tem causado impactos imediatos, como o aumento de mortalidade, e impactos nas populações mais a longo prazo, como a diminuição da taxa reprodutiva ocasionada por mudanças fisiológicas e patológicas. Com relação aos impactos sobre os mysticetos, a diminuição da disponibilidade de presas e o aquecimento global, parecem ser os fatores atuais que mais influenciam na taxa reprodutiva de algumas populações. Finalmente, se as canções emitidas por algumas baleias fazem parte de uma estratégia reprodutiva e contribuem para o aumento do sucesso reprodutivo de alguns machos, a poluição sonora pode estar interferindo na taxa reprodutiva dessas espécies.

4. REFERÊNCIAS

- BORTOLOTTI, G. A.; DANILEWICZ, D.; ANDRIOLO, A.; SECCHI, E. R.; ZERBINI, A. N. Whale, whale, everywhere: increasing abundance of Western South Atlantic humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in their wintering grounds. **PLoS ONE**, v. 11, n. 10, p. 1-17, 2016.
- BRESSEM, V. M. F.; RAGA, J. A.; GUARDO, G.; JEPSON, P. D.; DUIGNAN, P. J.; SIEBERT, U.; BARETT, T.; SANTOS, M. C. O.; MORENO, I. G.; SICILIANO, S.; AGUILAR, A.; WAEREBEEK, K. V. Emerging infectious diseases in cetaceans worldwide and the possible role of environmental stressors. **Diseases of Aquatic Organisms**, v. 86, p. 143-157, 2009.
- BROOKS, R.; KEMP, D. J. Can older males deliver the good genes? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, p. 308-313, 2001.
- CARROLL, E. L.; CHILDERHOUSE, S. J.; CHRISTIE, M.; LA VERY, S.; PATENAUE, N.; ALEXANDER, A.; CONSTANTINE, R.; STEEL, D.; BOREN, L.; BAKER, C. S. Paternity assignment and demographic closure in the New Zealand southern right whale. **Molecular ecology**, v. 21, p. 3960-3973, 2012.
- CERCHIO, S.; JACOBSEN, J. K.; CHOLEWIAK, D. M.; FALCONE, E. A.; MERRIWETHER, A. Paternity in humpback whales, *Megaptera novaeangliae*: assessing polygyny and skew in male reproductive success. **Animal Behaviour**, v. 70, n. 2, p. 267-277, 2005.
- COLBORN, T.; SMOLEN, M. J.; Cetaceans and contaminants. In: VOS, J. G.; BOSSART, G. D.; FOURNIER, M.; O'SHEA, T. J. **Toxicology of Marine Mammals**. v. 3. 1. ed. London: Taylor & Francis, p. 291-332, 2003.
- CONNOR, R. C.; READ, A. J.; WRANGHAM. Male reproductive strategies and social bonds. In: MANN, J.; CONNOR, R. C.; TYACK P. L.; WHITEHEAD, H. **Cetaceans Societies Field Studies of Dolphins and Whales**. 1. ed. Chicago and London: The University of Chicago Press, p. 247-269, 2000.
- CLAPHAM, P. J. Age at attainment of sexual maturity in humpback whales, *Megaptera novaeangliae*. **Canadian Journal**, v. 70, p. 1470-1472, 1992.
- CLAPHAM, P. J. The social and reproductive biology of humpback whales: an ecological perspective. **Mammal Review**, v. 26, n. 1, p. 27-49, 1996.
- CLAPHAM, P. J.; PALSBOLL, P. J. Molecular analysis of paternity shows promiscuous mating in female humpback whales (*Megaptera novaeangliae*, Borowski). **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 264, p. 95-98, 1997.
- CLAPHAM, P. J. Humpback Whales. In: PERRIN, W. F.; WÜRSIG, B.; THEWISSEN, J. G. M. **Encyclopedia of Marine Mammals**. 1. ed. San Diego: Elsevier. p. 589-592, 2002.

CRAIG, A. S.; HERMAN, L. M.; PACK, A. Male mate choice and male-male competition coexist in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). **Canadian Journal of Zoology**, v. 80, p.745-755, 2002.

CYPRIANO-SOUZA, A. L.; FERNÁNDEZ, G. P.; LIMA-ROSA, A. V.; ENGEL, M. H.; BONATTO, S. L. Microsatellite genetic characterization of the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) breeding ground off Brazil (Breeding Stock A). **Journal of Heredity**, v. 10, n. 2, p. 189-200, 2010.

DARWIN, C. On the origin of species. London: John Murray. 1859. Disponível em: <<http://darwin-online.org.uk/content/frameset?pageseq=1&itemID=F387&viewtype=text>>. Acesso em: 17 de julho de 2018.

DARWIN, C. The descent of man, and selection in relation to sex. London: John Murray. 1871. Disponível em: <http://darwin-online.org.uk/converted/pdf/1871_Descent_F941.1.pdf>. Acesso em: 17 de julho de 2018.

DE GUISE, S.; LAGACE, A.; BÉLAND, P. True hermaphroditism in a St. Lawrence beluga whale (*Delphinapterus leucas*). **Journal of Wildlife Disease**, v. 30, p. 287-290, 1994.

DINES, J. P.; MESNICK, S. L.; RALLS, K.; MAY-COLLADO, L.; AGNARSSON, I.; DEAN, M. D. A trade-off between precopulatory and postcopulatory trait investment in male cetaceans. **Evolution**, v. 69, n. 6, p. 1560-1572, 2015.

FORD, M. J.; HANSON, B.; HEMPELMANN, J. A.; AYRES, K. L.; EMMONS, C. K.; SCHORR, G. S.; BAIRD, R. W.; BALCOMB, K. C.; WASSER, S. K.; PARSONS, K. M.; BALCOMB-BARTOK, K. Inferred paternity and male reproductive success in a killer whale (*Orcinus orca*) population. **Journal of Heredity**, v. 102, n. 5, p. 537-553, 2011.

FRASIER, T. R.; HAMILTON, P. K.; BROWN, M. W.; CONGER, L. A.; KNOWLTON, A. R.; MARX, M. K.; SLAY, C. K.; KRAUS, S. D.; WHITE, B. N. Patterns of male reproductive success in a highly promiscuous whale species: the endangered North Atlantic right whale. **Molecular Ecology**, v. 16, p. 5277-5293, 2007.

FREELAND, J. R. Molecular approaches to behavioural ecology. In:_____. **Molecular Ecology**. 1.ed. West Sussex: John Wiley & Sons Ltd, p. 201-244, 2005.

GARRIGUE, C.; DODEMONT, R.; STEEL, D.; BAKER, S. Organismal and 'gametic' capture-recapture using microsatellite genotyping confirm low abundance and reproductive autonomy of humpback whales on the wintering grounds of New Caledonia. **Marine Ecology Progress Series**, v. 274, p. 251-262, 2004.

GOODNIGHT, W. H.; SOPER, D. E. Pneumonia in pregnancy. **Critical Care Medicine**, v. 33, n. 10, p. 390-397, 2005.

GREEN, M. L.; HERZING, D. L.; BALDWIN, J. D. Reproductive success of male Atlantic Spotted Dolphins (*Stenella frontalis*) revealed by noninvasive genetic analysis of paternity. **Canadian Journal of Zoology**, v. 89, n. 3, p. 239- 253, 2011.

HOGG, C. J.; VICKERS, E. R.; ROGERS, T. L. Determination of testosterone in saliva and blow of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) using liquid chromatography-mass spectrometry. **Journal of Chromatography B**, v. 814, p. 339-346, 2005.

JEFFERSON, T. A.; WEBBER, M. A.; PITMAN, R. L. Cetaceans. In:_____. **Marine Mammals of the World: A Comprehensive Guide to their Identification**. 1. ed. San Diego: Elsevier, p. 23-305, 2008.

JONES, A. G.; SMALL, C. M.; PACZOLT, K. A.; RATTERMAN, N. L. A practical guide to methods of parentage analysis. **Molecular Ecology Resources**, v. 10, n. 1, p. 6-30, 2010.

KALINOWSKI, S. T.; TAPER, M. L.; MARSHALL, T. C. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. **Molecular Ecology**, v. 16, p. 1099-1106, 2007.

KELLAR, N. M.; SPEAKMAN, T. R.; SMITH, C. R.; LANE, S. M.; BALMER, B. C.; TREGO, M. L.; CATELANI, K. N.; ROBBINS, M. N.; ALLEN, C. D.; WELLS, R. S.; ZOLMAN, E. S.; ROWLES, T. K.; SCHWACKE, L. H. Low reproductive success rates of common bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in the northern Gulf of Mexico following the Deepwater Horizon disaster (2010-2015). **Endangered Species Research**, v. 33, n. 1, p.143-158, 2017.

KENNEY, R. D. Right whales: *Eubalaena glacialis*, *E. japonica*, and *E. australis*. In: WÜRSIG, B.; THEWISSEN, J. G. M.; KOVACS, K. M. **Encyclopedia of marine mammals**. 3. ed. London: Elsevier, p. 817-822, 2018.

KRÜTZEN, M.; BARRÉ, L. M.; CONNOR, R. C.; MANN, J.; SHERWIN, W. B. 'O father: where art thou?' – Paternity assessment in an open fission-fusion society of wild bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*) in Shark Bay, Western Australia. **Molecular Ecology**, v. 13, n. 7, p. 1975-1990, 2004.

LANE, S. M.; SMITH, C. R.; MITCHELL, J.; BALMER, B. C.; BARRY, K. P.; McDONALD, T.; MORI, C.; ROSEL, P. E.; ROWLES, T. K.; SPEAKMAN, T. R.; TOWNSEND, F. I.; TUMLIN, M. C.; WELLS, R. S.; ZOLMAN, E. S.; SCHWACKE, L. H. Reproductive outcome and survival of common bottlenose dolphins sampled in Barataria Bay, Louisiana, USA, following the Deepwater Horizon oil spill. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 282, p. 2015-1944, 2015.

MARSHALL, T. C.; SLATE, J.; KRUUK, L. E. B.; PEMBERTON, J. M. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. **Molecular Ecology**, v. 7, p. 639-655, 1998.

MILLER, C. A.; REEB, D.; BEST, P. B.; KNOWLTON, A. R.; BROWN, M. W.; MOORE, M. J. Blubber thickness in right whales *Eubalaena glacialis* and *Eubalaena australis* related with reproduction, life history status and prey abundance. **Marine Ecology Progress Series**, v. 438, p. 267-283, 2011.

O'BRIEN, J. K.; ROBECK, T. The relationship of maternal characteristics and circulating progesterone concentrations with reproductive outcome in the bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) after artificial insemination, with and without ovulation induction, and natural breeding. **Theriogenology**, v. 78, p. 469-482, 2012.

PALLIN, L. J.; BAKER, C. S.; STEEL, D.; KELLAR, N. M.; ROBBINS, J.; JOHNSTON D. W.; NOWACEK, D. P.; READ, A. J.; FRIEDLAENDER, A. S. High pregnancy rates in humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) around the Western Antarctic Peninsula, evidence of a rapidly growing population. **Royal Society Open Science**, v. 5, p. 1-16, 2018.

PINEL, J. P. J. Evolução, genética e experiência: refletindo sobre a biologia do comportamento. In:_____. **Biopsicologia**. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, p. 48-77, 2005.

POMILLA, C.; ROSENBAUM, H. C. Estimates of relatedness in groups of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on two wintering grounds of the Southern Hemisphere. **Molecular Ecology**, v. 15, p. 2541-2555, 2006.

REEVES, R. R.; SMITH, B. D.; CRESPO, E. A.; SCIARA, G. N. Treats faced by cetaceans. In:_____. **Dolphins, Whales and Porpoises: 2002-2010 Conservation Action Plan for the World's Cetaceans**. Gland, Switzerland and Cambridge: IUCN, p. 13-21, 2003.

ROBECK, T. R.; O'BRIEN J. K. Reproductive physiology. In: WÜRSIG, B.; THEWISSEN, J. G. M.; KOVACS, K. M. **Encyclopedia of marine mammals**. 3. ed. London: Elsevier, p. 807-811, 2018.

ROLLAND, R. M.; HUNT, K. E.; KRAUS, S. D.; WASSER, S. K. Assessing reproductive status of right whales (*Eubalaena glacialis*) using fecal hormone metabolites. **General and Comparative Endocrinology**, v. 142, p. 308-317, 2005.

SARDELIS, S.; CANS, R.; NELSEN, E.; DUMARTHERAY, D.; PELLEGRIN, H. P.; ANDERSON, A. Why do whales sing? **TED-Ed**, 2016. Disponível em: <<https://ed.ted.com/lessons/how-do-whales-sing-stephanie-sardelis>>. Acesso em: 22 de agosto de 2018.

SEYBOTH, E.; GROCH, K. R.; ROSA, L. D.; REID, K.; FLORES, P. A. C.; SECCHI, E. R. Southern right whale (*Eubalaena australis*) reproductive success is influenced by krill (*Euphausia superba*) density and climate. **Scientific Reports**, v. 6, p. 1-8, 2016.

SUBRAMANIAN, A. N.; TANABE, S.; TATSUKAWA, R. Reductions in the testosterone levels by PCBs and DDE in Dall's porpoises of Northwestern North Pacific. **Marine Pollution Bulletin**, v. 18, p. 643-646, 1987.

TYACK, P. Interactions between singing Hawaiian humpback whales and conspecifics nearby. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 8, p. 105-116, 1981.

VALSECCHI, E.; HALE, P.; CORKERON, P.; AMOSS, W. Social structure in migrating humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). **Molecular Ecology**, v. 11, p. 507-518, 2002.

VOS, J. G.; BOSSART, G. D.; FOURNIER, M.; O'SHEA, T. J. **Toxicology of marine mammals**. v. 3. 1. ed. New Fetter Lane: Taylor & Francis. p. 1-656, 2003.

WADE, P. R.; REEVES, R. R.; MESNICK, S. L. Social and behavioural factors in cetacean responses to overexploitation: are odontocetes less "resilient" than mysticetes? **Journal of Marine Biology**, p. 1-15, 2012.

WELLS, R. S.; SCOTT, M. D. Bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* and *T. aduncus*. In: PERRIN, W. F.; WÜRSIG, B.; THEWISSEN, J. G. M. **Encyclopedia of Marine Mammals**. 1. ed. San Diego: Elsevier. p. 122-128, 2002.

WELLS, R. S.; TORNERO, V.; BORRELL, A.; AGUILAR, A.; ROWLES, T. K.; RHINEHART, H. L.; HOFMANN, S.; JARMAN, W. M.; HOHN, A. A.; SWEENEY, J. C. Integrating life-history and reproductive success data to examine potential relationships with organochlorine compounds for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Sarasota Bay, Florida. **Science of the Total Environment**, v. 349, p. 106-119, 2005.

WELLS, R. S.; SMITH, C. R.; SWEENEY, J. C.; TOWNSEND, F. I.; FAUQUIER, D. A.; STONE, R.; LANGAN, J.; SCHWACKE, L. H.; ROWLES, T. K. Fetal survival of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Sarasota Bay, Florida. **Aquatic Mammals**, v. 4, n. 3, p. 252-259, 2014.

WISZNIEWSKI, J.; CORRIGAN, S.; BEHEREGARAY, L. B.; MÖLLER, L. M. "Male reproductive success increases with alliance size in Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*). **Journal of Animal Ecology**, v. 81, n. 2, p. 423-431, 2012.

ZIEBA, D. A; AMSTALDEN, M.; WILLIAMS, G. L. Regulatory roles of leptin in reproduction and metabolism: a comparative review. **Domestic Animal Endocrinology**, v. 29, p. 166-185, 2005.